

COMUNICACIONES

Asignación de biomasa floral y distribución de las flores en la inflorescencia de *Bactris gasipaes* (Arecales: Palmae)

Roberto A. Cordero S.

Departamento de Biología, Universidad de Puerto Rico, Río Piedras, PR 00931, Puerto Rico.

(Rec. 12-III-1992. Acep. 30-IV-1993)

**Abstract:** Inflorescences of *Bactris gasipaes* (a monoecious neotropical palm) present a strong prezygotic resource allocation toward masculinity on the inflorescence. Male reproductive effort (ERM, biomass) was  $0.82 \pm 0.11$  g male flowers / g inflorescence. A high correlation between the total inflorescence biomass with female reproductive effort (ERF) ( $r = 0.76$ ), indicates that plants with bigger inflorescences allocate more resources to the female functions. The pistillate flowers are situated preferentially in the inner parts of rachillas. Early ideas about evolution of protogyny, resource allocation and plant sexual systems are supported by these data.

**Key words:** Pejibaye, floral sex ratios, reproductive effort, protogyny, floral distribution, Costa Rica.

Bawa y Beach (1981) sugieren que la optimización del éxito reproductivo masculino y femenino debe considerar los patrones de sexualidad y las restricciones del sistema de polinización. Estos autores han planteado que el monicisimo pudo haber evolucionado a través de la esterilización de los estambres de las flores bisexuales. Sugieren que ello pudo ocurrir por interferencia del polen propio en la deposición del polen externo (que redundaría en separación espacial y dicogamia), y a través de grandes diferencias en éxito reproductivo femenino y masculino, fuertemente influenciado por la posición de las flores masculinas y femeninas en las inflorescencias. El pejobaye, *Bactris gasipaes* Kunth (Palmae) es una especie alógama, monoica y protogínica (Mora-Urpí y Solís 1980, Beach 1984), en la cual parece existir una separación espacial entre los sexos florales (Vardmer 1983). Aquí informo sobre la razón sexual floral, el esfuerzo reproductivo precigótico de *B. gasipaes* y la distribución espacial de las flores femeninas dentro de sus inflorescencias.

Se estudiaron un mínimo de ocho inflorescencias (una por planta) de *B. gasipaes*, producidas en febrero de 1988, durante el primer período de floración del año (Mora-Urpí y Solís 1980, Beach 1984). Estas provenían de una plantación abandonada en la Estación Biológica La Selva de la Organización para Estudios Tropicales (OET), en Sarapiquí, Costa Rica ( $10^{\circ} 26' N$ ,  $84^{\circ} 02' W$ ). La región presenta un bosque muy húmedo tropical con una estación menos lluviosa de enero a abril (OET 1957-87). Se escogieron las inflorescencias maduras y cercanas a su apertura.

Las inflorescencias de *B. gasipaes* permanecen dentro de la bráctea hasta minutos antes de que se inicie el período de polinización (Mora-Urpí y Solís 1980, Beach 1984), por lo que se aseguró el conteo total antes de que ocurriera algún efecto postcigótico. Las inflorescencias se cortaron en la base de la bráctea y se determinó el peso fresco y seco de las flores masculinas y femeninas, raquillas y pedúnculo por inflorescencia. Para esto, cada inflorescencia se dividió en tres partes que contuvieran igual nú-

CUADRO 1

Número de flores, contenido de humedad y razón floral en las inflorescencias de *Bactris gasipaes* H.B.K. en una población abandonada de Sarapiquí, Costa Rica  
(RF es razón floral y CM es cociente masculino)

Parámetro	Media	Error estándar	N
Flores femeninas	221.0	32	8
% humedad	89.9	0.36	10
Flores masculinas	22990.0	3380.0	8
% humedad	83.2	2.11	9
Razón sexual floral (por número)	117.1	15.9	8
RF (peso seco)	27.0	5.29	9
CM (peso seco)	0.96	0.005	9

mero de raquillas, desde la base hasta el ápice. Además se contó y pesó las flores femeninas en tres secciones a lo largo de las raquillas. Se calculó la razón floral (RF, número  $\sigma/\phi$ ), el cociente masculino (CM, flores  $\sigma/(\sigma + \phi)$ ) por biomasa seca y el esfuerzo reproductivo total (ER, flores / inflorescencia total) por sexo floral, en términos de biomasa seca.

El Cuadro 1 presenta los valores del número de flores masculinas y femeninas y la razón sexual floral en la inflorescencia de *B. gasipaes*, en los cuales se aprecia el gran predominio en número de las flores masculinas. El contenido de humedad fue diferente entre las partes sexuales (Cuadro 1), donde las flores femeninas contienen más humedad por gramo de peso seco ("t" de student,  $p < 0.007$ ), y las flores masculinas tienen mayor variación. Las razones sexuales florales por biomasa muestran la misma tendencia hacia masculinidad, aunque la magnitud es muy diferente (Cuadro 1). No se detectó diferencias en los valores de RF y CM en los valores obtenidos por biomasa seca. El cociente masculino (CM) fue cercano a la unidad. Otros estudios han encontrado valores tendientes hacia la masculinidad en el cociente sexual floral, y en general cuando se comparan solo los costos precigóticos (como en este estudio), la inversión sexual está canalizada hacia la función masculina (Cruden y Lyon 1985).

El esfuerzo reproductivo masculino (ERm) fue de  $0.82 \pm 0.11$ , valor menor a los CM anteriores pues ERm considera las partes estériles (pedúnculos y raquillas) de la inflorescencia. La relación entre el esfuerzo reproductivo femenino

(ERf) y el peso seco de la inflorescencia indica una tendencia en desviar más recursos hacia la función femenina conforme la inflorescencia es más grande ( $r = 0.76$ ,  $p < 0.01$ ). La ecuación de regresión lineal fue  $0.011x + 1.104$ , donde la pendiente es significativamente diferente de cero ( $p < 0.03$ , Fig. 1). También se obtuvo una alta correlación inversa entre la biomasa total y el ERm ( $r = -0.89$ ,  $p < 0.005$ ).

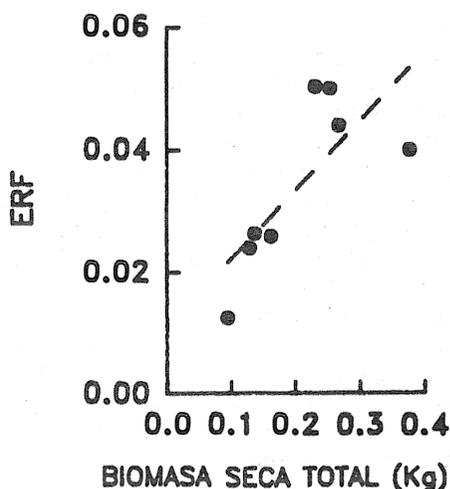


Fig. 1. Relación entre el esfuerzo reproductivo femenino (ERF) y la biomasa seca total de las inflorescencias de *Bactris gasipaes* en Sarapiquí, Costa Rica. La ecuación de regresión es  $Y = 0.011X + 1.104$  ( $R = 0.76$ ,  $p > 0.01$ ).

La tendencia general en los patrones de repartición de recursos de biomasa entre los sexos es que una ganancia en uno produce una pérdida proporcional en otro (Reekie y Bazzaz

1987). En este caso, la evidencia presentada compagina con tal idea. Sin embargo, se debe considerar también que el pejibaye es una especie perenne, con genotipos diferentes y que las variaciones ambientales podrían explicar mucha de la posible variación en esfuerzo reproductivo entre poblaciones y estrategias de las plantas (Gagdil y Solbrig 1972, Domínguez y Bullock 1989).

La distribución de flores femeninas por sección dentro de las inflorescencias muestra que en las raquillas (Fig. 2), las flores femeninas se concentran mayormente hacia la parte basal y central, con ausencia total en la parte distal (Fig. 2a, Prueba de heterogeneidad,  $G_p = 21.68 > X^2$ ,  $p < 0.05$ ). Esta distribución se contrapone totalmente a la descrita por Vandermeer (1983). La distribución de las flores femeninas entre raquillas es bastante homogénea ( $G_h = 10.12 > X^2$ ,  $p < 0.05$ ). Las flores femeninas están distribuidas bastante regularmente a lo largo de la inflorescencia entre las raquillas ( $G_p = 3.82 < X^2$ ,  $p = 0.05$ , Fig. 2b), pero es muy heterogénea entre las inflorescencias ( $G_h = 10.12 > X^2$ ,  $p < 0.05$ ). Estos resultados concuerdan con las ideas de Bawa y Beach (1981) cuando postulan que la presión ejercida por el polinizador y el sistema reproductivo de la planta pueden favorecer la separación espacial (y temporal) de los sexos.

*Derelomus palmarum* (Curculionidae) es el insecto más importante para la polinización del pejibaye y se alimenta de los tricomas que recubren la inflorescencia (Mora-Urpí y Solís 1980). También es importante *Cyclocephala signata* (Scarabeidae) el cual se alimenta de los pétalos y sépalos de las flores masculinas (Beach 1984). Mora-Urpí y Solís (1980) observaron que *D. palmarum* permanece en la inflorescencia durante las horas de anthesis femenina y masculina. Estos autores mencionan que su pequeño tamaño, gran número y el que sea atraído por el olor de las flores pistiladas sugieren un alto grado de coevolución entre el pejibaye y este curculiónido (Mora-Urpí y Solís 1980). El comportamiento de los insectos polinizadores pudo haber actuado selectivamente en contra de producir flores femeninas en las partes de más fácil acceso, algunos de los cuales podrían causar daño, y restringir las flores pistiladas a las partes más internas de las raquillas. Esta distribución también podría ser vista como respuesta al costo energético (agua y

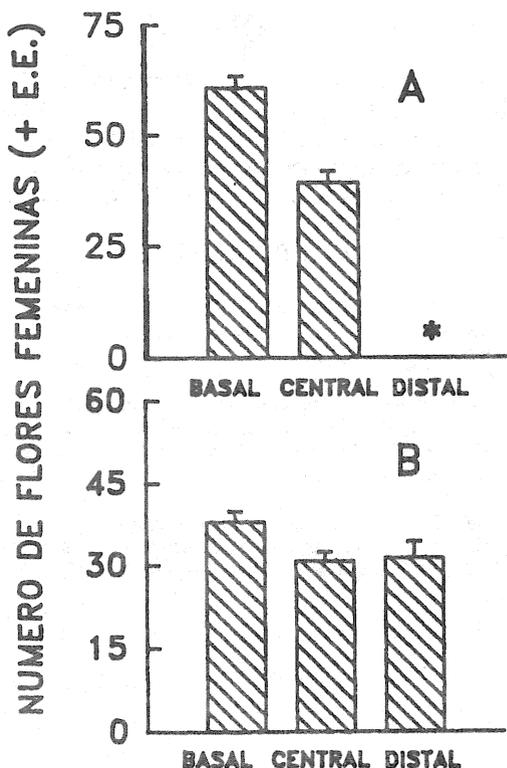


Fig. 2. Distribución de flores femeninas dentro de la inflorescencia de *Bactris gasipaes* en Sarapiquí, Costa Rica. A: por posición a lo largo de las raquillas. B: por posición a lo largo de toda la inflorescencia. En ambos se dividió el eje en sección basal, central y distal.

fotosintatos) de mantener flores femeninas (cuyo futuro fruto debe producir y mantener por más tiempo) en secciones distales de las raquillas.

La protoginia del pejibaye y el alto grado de polinización zoófila (Mora-Urpí y Solís 1980), junto con la separación espacial de los sexos florales, pudo haber actuado para favorecer el entrecruzamiento, como respuesta a la competencia reproductiva resultante de la selección sexual, tal y como sugiere Willson (1979). Posibles diferencias poblacionales o individuales en el esfuerzo reproductivo a cada sexo y su distribución en la inflorescencia (como la descrita por Vandermeer 1983) pueden deberse a la eficiencia de la selección sexual, mayormente determinada por el comportamiento del polinizador (Bawa y Beach 1981), o por la disponibilidad de recursos (Domínguez y Bullock 1989), o bien a ambos y a su interacción con las variaciones ecológicas que afecten la fenología reproductiva de esta especie.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco los valiosos comentarios de W. Eberhard, E.M. Flores, J. Mora-Urpí, F. Bolaños, G. Barrantes, y C. Clements. El personal, amigos e instalaciones de la Estación Biológica La Selva de la OET hicieron posible este trabajo.

## REFERENCIAS

- Bawa, K.S. & J.H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Garden* 68: 254-274.
- Beach, J.H. 1984. The reproductive biology of the Peach or "Pejibaye" Palm (*Bactris gasipaes*) and a wild congener (*B. porschiana*) in the atlantic lowlands of Costa Rica. *Principes* 28: 107-119.
- Cruden, R.W. & D.L. Lyon. 1985. Pattern of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66: 299-306.
- Domínguez, C.A. & S.H. Bullock. 1989. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Rev. Biol. Trop.* 37: 1-10.
- Gagdil, M. & O.T. Solbrig. 1972. The concept of r- and k-selection: evidence for wild flowers and some theoretical considerations. *Amer. Nat.* 106: 14-31.
- Mora-Urpí, J. & E.M. Solís. 1980. Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K. (Palmae). *Rev. Biol. Trop.* 28: 153-174.
- Reekie, E.G. & F.A. Bazzaz. 1987. Reproductive effort in plants. 3. Effects of reproduction on vegetative activity. *Amer. Nat.* 129: 907-919.
- Vandermeer, J. 1983. Pejibaye Palm (Pejibaye), p. 98-101. In D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago, Chicago.
- Willson, M.F. 1979. Sexual selection in plants. *Amer. Nat.* 113: 777-790.